DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202307013

哀牢山中山湿性常绿阔叶林树种幼苗群落对季节和地形的响应

沈金凤[1,2]，宋晓阳[1*]，温韩东[1]，鲁志云[1,3]，杨洁[1]，曹敏[1]

（1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室，云南 勐腊 666303；2. 中国科学院大学，北京 100049；3. 云南哀牢山森林生态系统国家野外科学观测研究站，云南 景东 676200）

摘要：幼苗是植物发育过程中最重要的阶段，也是森林自然更新的关键时期。为探究哀牢山中山湿性常绿阔叶林树种幼苗组成、季节动态及其空间分布，该研究以 20 hm^2 监测样地为平台，通过对样地内 450 个 1 m ×1 m 样方连续 4 年（2019—2022 年）的调查，对样地内树种幼苗的组成、新增和死亡季节动态、空间分布等进行分析。结果表明：（1）调查期间累计调查幼苗 58 种，2 928 株，分属于 42 属 26 科。其中，新增幼苗 817 株，新增物种 47 种；死亡幼苗 1 181 株，死亡物种 50 种。（2）幼苗重要值在不同树种和年际间表现出较大的差异，多花山矾（*Symplocos ramosissima*）和黄心树（*Machilus bombycina*）幼苗始终是优势种，重要值始终在前 2 位，而先锋种水红木（*Viburnum cylindricum*）重要值持续下降。（3）调查期间未监测到幼苗物种丰富度、样方平均幼苗物种丰富度和物种多样性（Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数）、幼苗数量、新增幼苗数量、幼苗新增率、死亡幼苗数量和幼苗死亡率的季节性差异。（4）多数幼苗物种的空间分布范围较窄，仅有少数树种幼苗在整个样地广泛分布。地形决定树种幼苗的分布和多样性。平地地形中的样方幼苗物种丰富度、幼苗密度和物种多样性（Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数）显著高于山脊和沟谷地形。综上认为，哀牢山中山湿性常绿阔叶林中季节对树种幼苗组成、新增和死亡的影响不大，地形决定树种幼苗的分布和多样性。该研究结果揭示了树种幼苗新增和死亡的动态变化，为生物多样性保护和森林经营管理提供理论依据。

关键词：哀牢山，森林更新，物种组成，季节动态，幼苗分布

中图分类号：Q948　　　　**文献标识码：**A

Response of seedling community to season and topography in mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest in the Ailaoshan, Yunnan

SHEN Jinfeng[1,2]，SONG Xiaoyang[1*]，WEN Handong[1]，LU Zhiyun[1,3]，YANG Jie[1]，CAO Min[1]

（1. *Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden,*

基金项目：云南省中青年学术和技术带头人后备人才项目（202205AC16008）。

第一作者：沈金凤（1997 - ），硕士研究生，研究方向为森林生态学，（E-mail）shenjinfeng@xtbg.ac.cn。

***通信作者：**宋晓阳，博士，副研究员，研究方向为森林生态学，（E-mail）songxiaoyang@xtbg.ac.cn。

Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China; 2. *University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China; 3. *Ailaoshan Station of Subtropical Forest Ecosystem Studies, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences*, Jingdong 676209, Yunnan, China）

Abstract: Seedling is the most important stage during the life history of plant and plays a critical role in the forest regeneration. We studied the species composition, seasonal dynamics and spatial distribution of tree seedlings in the 20 hm^2 Ailaoshan forest dynamics plot. The forest dynamics plot was built in a mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest in the Ailaoshan. Within the 20 hm^2 plot, we established 450 seedling quadrats of size 1 m × 1 m. We investigated the species composition, seasonal recruitment, seasonal mortality and spatial distribution of tree seedlings for four years (from 2019 to 2022). The results were as follows: (1) We recorded a total of 2 928 seedlings of 58 species belonging to 42 genera and 26 families. There were 817 recruits of 47 species and 1 181 dead seedlings of 50 species. (2) The importance values of tree seedlings varied among different tree species across years. *Symplocos ramosissima* and *Machilus bombycina* were the dominant species, with importance values consistently in the top 2 in four years, while the importance value of the pioneer species *Viburnum cyclindricum* declined continuously. (3) We didn't find significant differences in species richness, average species richness in a quadrat, species diversity (Shannon-Wiener index, Simpson index), abundance, recruits, recruitment rate, mortality and mortality rate of tree seedlings between different seasons. (4) The majority of species exhibited restricted distribution within the plot, while only a few species displayed a broader distribution across the plot. Topography was found to determine the distribution and diversity of tree seedlings with higher species richness, density and diversity (Shannon-Wiener index and Simpson index) in the flat topography compared to the ridge and valley of the plot. These findings suggest that we don't find significant differences in community composition, recruitment and mortality of tree seedlings between different seasons. Topography influences the spatial distribution and diversity of tree seedlings. The present study reveals the dynamics of recruitment and mortality of tree seedlings and provide the theoretical basis for biodiversity conservation and forest management.

Key words: Ailaoshan, forest regeneration, species composition, seasonal dynamics, seedling distribution

森林更新是森林生态系统的自我恢复和演替过程（徐振邦等，2001）。森林更新主要指以木本植物为主要组成部分的地表生物群落从开花、结实、种子的生产、扩散、萌发，直到幼苗成功定居，最后存活、生长和建成的持续且复杂的生态学过程（Rockwood, 2006；闫琰等，2016）。其中，林下幼苗阶段由于根系不发达，贮藏资源有限，对地形和气候等环境变化最敏感（Lin et al., 2012；Song et al., 2018a；蔡军奇等，2018；何念军等，2022），是森林生态系统自我恢复、繁衍更新的关键（Li et al., 2010；Bace et al., 2012），其物种多样性、个体数量和分布格局将影响森林的演替方向（Nyland et al., 2006）。因此，深入了解林下幼苗的组成、数量、物种多样性及其对气候和环境的响应等是生物多样性保护和森林生态系统经营管理的基础（张健等，2009），有助于理解和预测森林群落结构、功能与动态变化（宋立奕，2012；杨华等，2014；Nguyen et al., 2016）。

幼苗的组成与分布是森林更新研究的基础（杨廷丽等，2022）。在不同森林群落类型中，林下层幼苗的动态特征，包括幼苗数量、新增幼苗数量和死亡幼苗数量随时间具有较大的变化（Connell & Green, 2000）。在温带森林中，张健等（2009）通过研究 2006—2008 年温带长白山阔叶红松林树种幼苗组成及其年际动态发现，幼苗的物种组成在年际间变化不大，但数量在年际间有明显变化，其中优势种水曲柳（*Fraxinus mandshurica*）、紫椴（*Tilia amurensis*）和红松（*Pinus koraiensis*）幼苗数量的年际变化最为明显，水曲柳在 2008 年出现幼苗高峰，紫椴和红松在 2007 年出现幼苗高峰。Lin 等（2017）对台湾垦丁热带喀斯特森林新增幼苗的季节动态进行研究，发现新增幼苗数量在雨季显著高于旱季。在泰国热带森林中，雨季的幼苗新增率显著高于旱季，而幼苗死亡率的季节性差异因物种而异，如高大龙脑香（*Dipterocarpus alatus*）幼苗死亡率在旱季显著高于雨季，而大果紫檀（*Pterocarpus macrocarpus*）幼苗死亡率的季节差异不显著（Marod et al., 2002）。幼苗的组成与分布受土壤养分、水分、光照和温度等因素的影响，地形通过影响这些因素的再分配从而影响幼苗的分布（John et al., 2007；Wu et al., 2017）。在巴拿马热带森林和哀牢山亚热带森林，树种分布具有显著的地形依赖性（Harms et al., 2001；Song et al., 2018a）。在森林群落中，幼苗物种组成和数量等特征在时间和空间上都存在很大的变异（Connell & Green, 2000；李晓亮等，2009；Lin et al., 2017）。因此，长时间尺度上幼苗动态格局的研究对揭示森林生物多样性维持和物种共存机制有重大意义。然而森林幼苗物种组成和数量的动态变化和地形分布缺少长时间尺度的研究。

中山湿性常绿阔叶林是分布在我国亚热带气候区的一种山地森林植被，哀牢山自然保护区具有连片的中山湿性常绿阔叶林（周博等，2020），是我国此类森林面积最大、保护相对完好的区域（温韩东等，2018），然而由于该区域受季风气候影响，季节性干旱以及极端天气事件频发（尚升海等，2019），是该区域树种幼苗更新的重要影响因素（周博等，2020），然而该区域幼苗组成和数量的季节动态的长期研究仍十分缺乏。该地区位置独特，地处我国青藏高原东南侧以及云南亚热带与热带北缘的过渡区，热带、亚热带、温带（亚高山）区系成分在这里交错汇集，形成了生物多样性极为丰富和植物区系地理成分极为复杂的格局（邱学忠，1998），因此在哀牢山自然保护区内开展幼苗动态研究具有代表意义。本研究以哀牢山中山湿性常绿阔叶林 20 hm^2 动态监测样地为研究区域，依托样地内 450 个 1 m ×1 m 样方连续 4 年（2019—2022 年）的调查，通过对样地内树种幼苗的物种组成和多样性的季节动态和地形变化进行分析，拟探讨以下问题：（1）哀牢山中山湿性常绿阔叶林树种幼苗物种组成和多样性的季节变化；（2）哀牢山中山湿性常绿阔叶林树种幼苗数量的季节变化；（3）哀牢山中山湿性常绿阔叶林树种幼苗在地形中的分布以及地形间树种幼苗物种组成的差异。研究结果有助于揭示和预测哀牢山中山湿性常绿阔叶林树种幼苗群落组成的动态变化，探究树种幼苗的空间分布格局，为森林的合理管理和保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究区域位于云南省中部的哀牢山国家级自然保护区的徐家坝地区（102.02 °E、24.53 °N），海拔为 2 400~2 600 m。该区属于西南季风气候，年平均降雨量为 1 778 mm（2002—2011 年），旱季（11—4 月）、雨季（5—10 月）分明，86%以上的降水集中在雨季，年均相对湿度 83%，年均温度为 11.3 ℃（Chen et al., 2010a；Wu et al., 2014）。林地土壤为山地黄棕壤，土壤偏酸性（pH 为 4.4~4.9），土壤表面由厚度为 3~7 cm 的凋落物层覆盖，土壤肥沃，0~10 cm 的土壤有机碳、全氮和全磷含量分别为 223.99、7.47、1.11 g kg^{-1}（Liu et al., 2002；陈浩等，2022）。哀牢山中山湿性常绿阔叶林乔木树种主要由壳斗科（Fagaceae）、山茶科（Theaceae）、

樟科（Lauraceae）和木兰科（Magnoliaceae）的树种组成，其中，壳斗科的硬壳柯（*Lithocarpus hancei*）、木果柯（*Lithocarpus xylocarpus*）、变色锥（*Castanopsis wattii*），山茶科的南洋木荷（*Schima noronhae*）、折柄茶（*Stewartia pteropetiolata*）、蒙自连蕊茶（*Camellia forrestii*），樟科的黄心树（*Machilus gamblei*）、黄丹木姜子（*Litsea elongata*），木兰科的红花木莲（*Manglietia insignis*）、多花含笑（*Michelia floribunda*）是乔木层的优势种（温韩东等，2018）。

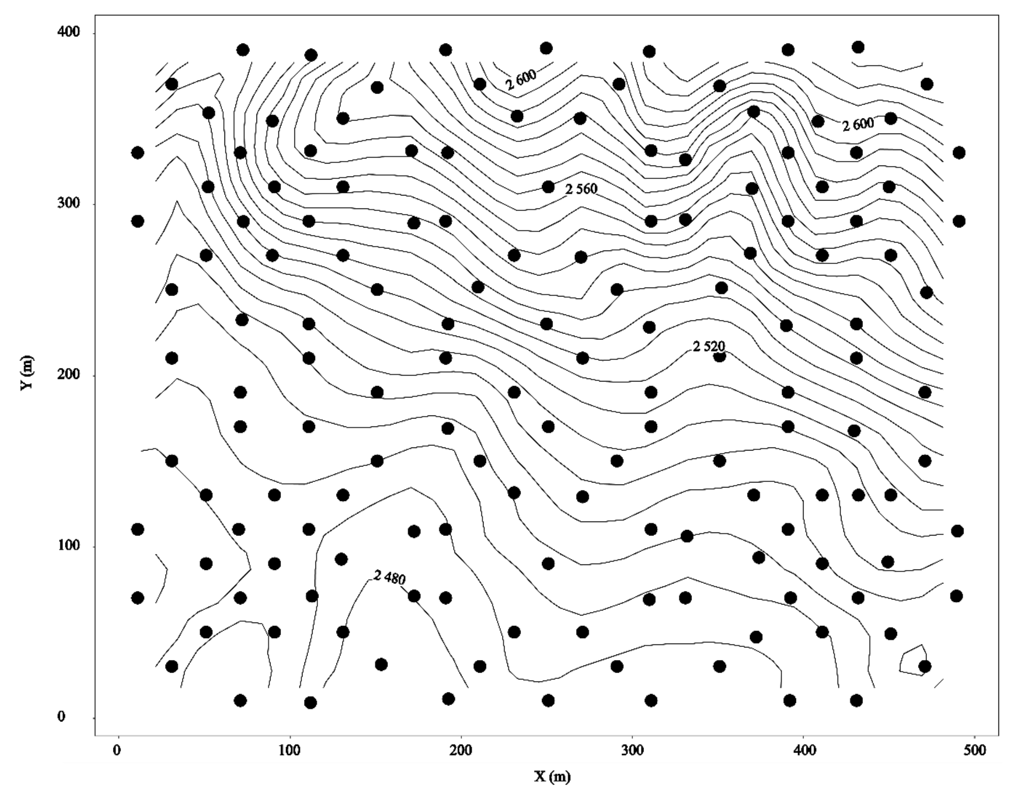
1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与植被调查

2014 年参考 Center for Tropical Forest Science（CTFS）样地建设标准和操作规范（Condit, 1998）在哀牢山国家级自然保护区内建设一块 20 hm^2 中山湿性常绿阔叶林固定监测样地（101.03°—101.03°E、24.53°—24.54°N），海拔为 2 472~2 628 m，平均海拔为 2 550 m。样地的地形复杂，有 3 沟 3 脊（图 1）。样地南北（X 轴）长 500 m，东西（Y 轴）宽 400 m，用全站仪将整个样地划分成 500 个 20 m × 20 m 的样方，每个样方又分为 16 个 5 m × 5 m 的小样方。测量并记录每个 5 m × 5 m 样方内的所有胸径（DBH）≥1 cm 的木本植物（不包括藤本植物和竹类）的空间位置，并对其进行物种鉴定、编号挂牌，于高度 1.3 m 的胸径处漆上红漆，测量植物的胸径，并记录植物的编号、树种名称、胸径、空间坐标和存活情况。第一次的调查结果显示该研究样地共有 44 168 株 DBH≥1 cm 的独立木本植物个体，分属于 36 科 63 属 104 种（温韩东等，2018）。

1.2.2 幼苗样方设置与调查

2019 年 1 月，在哀牢山 20 hm^2 动态监测样地内选择了 150 个样点（图 1），在每个样点周围设置 3 个 1 m × 1 m 的幼苗样方。为了使 150 个样点均匀地覆盖整个样地，并且样点之间的间距在 20 m 以上，使用“十字法”将整个样地划分为对称的 4 块区域，每一区域内采用“梅花法”以 20 m × 20 m 的样方作为基本单位进行划分，样点位于每个 20 m × 20 m 的样方内左下角的次级样方 10 m × 10 m 的中心位置。



黑色实心圆代表样点。

Black solid circles represent sampling points.

图 1　150 个样点在哀牢山 20 hm^2 森林动态监测样地中的分布

Fig. 1　Distribution of 150 sampling points in a 20 hm^2 Ailaoshan forest dynamics plot

在每个幼苗样方中，所有 DBH < 1 cm 的独立木本植物均被定义为幼苗，并对这些幼苗进行测量、标记和鉴定。之后幼苗普查分别于每年 5 月（旱季末雨季初）和 11 月（雨季末旱季初）进行。在每次幼苗普查期间，记录先前标记的幼苗的状态（存活或死亡）和高度，并测量、标记和鉴定新增个体。将每年 5 月监测的幼苗则视为旱季幼苗，每年 11 月监测的幼苗视为雨季幼苗。为了分析在不同季节和年际的幼苗动态，我们分析了 2019 年 1 月—2022 年 11 月共 4 个旱季和 4 个雨季的幼苗数据。

1.2.3 数据分析方法

（1）树种幼苗重要值（蔡军奇等，2018）

重要值=（相对多度+相对频度）/2 ；

相对多度=（某种幼苗的多度/所有幼苗多度和）×100% ；

相对频度=（某种幼苗的频度/所有幼苗频度和）×100%。

（2）样方平均幼苗物种丰富度和幼苗密度（李晓亮等，2009）

分别统计每个幼苗样方中的树种幼苗物种数和个体数，计算每个幼苗样方的幼苗物种丰富度和幼苗密度，然后计算 450 个幼苗样方的幼苗物种丰富度和幼苗密度的平均值。

样方幼苗物种丰富度=物种数/样方面积（m^2）

样方幼苗密度=幼苗个体数/样方面积（m^2）

（3）新增率、死亡率和自然增长率（施璐璐等，2014）

新增率=（本次调查新生幼苗株数/上次调查幼苗总株数）×100%;

死亡率=（本次调查死亡幼苗株数/上次调查幼苗总株数）×100%;

自然增长率=新增率−死亡率。

（4）物种多样性

Shannon-Wiener 指数（H）（Shannon & Wiener, 1949）

$$\mathrm{H} = -\sum_{i=1}^{S} P_i \ln S$$

Simpson 指数（D）（Simpson, 1949）

$$\mathrm{D} = 1 - \sum_{i=1}^{S} P_i^2$$

Bray-Curtis 相异指数（B）（Bray & Curtis, 1957）：

$$\mathrm{B} = \frac{b + c}{2a + b + c}$$

式中：S 为总物种数；*Pi* 为第 *i* 种的个体数占全部物种总个体数的比例；*b* 和 *c* 分别表示两个样方中仅在一个样方出现的物种，*a* 表示在两个样方中均出现的物种。Bray-Curtis 相异指数介于 0~1 之间，Bray-Curtis 相异指数越大，则说明群落间物种组成的相似性越低（Ricotta & Podani, 2017）。

（5）地形划分

哀牢山 20 hm^2 动态监测样地地形的划分以 500 个 20 m ×20 m 的样方为基本单位，选取海拔、坡度和凹凸度 3 类地形参数，将 500 个 20 m ×20 m 大样方划分为 3 种地形生境（Song

et al., 2018a）：

平地（flat）：平均海拔＜2 500 m，坡度＜15°；

沟谷（valley）：坡度≥15°，凹凸度＜0；

山脊（ridge）：坡度≥15°且凹凸度≥0，或者坡度<15°且平均海拔≥2 500 m。

以地形为单位，统计和计算各个地形的幼苗样方数、幼苗物种丰富度、幼苗数量、多样性指数、样方平均幼苗物种丰富度、样方平均幼苗密度、样方平均 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数。

（6）非度量多维尺度分析

使用基于 Bray-Curtis 相异性的非度量多维尺度（Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS）法量化不同地形幼苗群落组成差异。非度量多维尺度排序通过对多维数据进行降维，将由多物种组成的多维数据转换为二维平面上的距离，从而可以直观地看到各个样点的树种幼苗在地形上的分布。使用距离矩阵的多变量方差分析对不同地形的树种幼苗组成进行比较。

采用 Microsoft Excel 2019 和 R 3.3.2（https://www.R-project.org/）进行数据统计、分析和制图。

2 结果与分析

2.1 幼苗群落物种组成和多样性的季节动态

2019—2022 年 9 次调查中累计记录幼苗树种 58 种，分属于 26 科 42 属，包括 46 种乔木树种和 12 种灌木树种（附录 1）。樟科（9）、蔷薇科（Rosaceae, 6）、山矾科（Symplocaceae, 5）和冬青科（*Aquifoliaceae*, 4）为排名前 4 的科。其中樟科有 9 个物种，包括滇润楠（*Machilus yunnanensis*）、多果新木姜子（*Neolitsea polycarpa*）、黄丹木姜子、黄心树、柳叶润楠（*Machilus salicina*）、三股筋香（*Lindera thomsonii*）、山鸡椒（*Litsea cubeba*）、团花新木姜子（*Neolitsea homilantha*）和鸭公树（*Neolitsea chui*）。

调查期间未监测到幼苗物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和样方平均幼苗物种丰富度的季节性差异（表 1）。2019—2022 年幼苗物种丰富度呈下降趋势（表 1），物种组成的变化与稀有种的新增和死亡有关。2019 年第一次调查时记录 55 个物种，2019 年旱季 *Gamblea ciliata* var. *evodiifolia* 幼苗新增，2019 年雨季木帚栒子（*Cotoneaster dielsianus* var. *dielsianus*）幼苗死亡，且在后续调查中该物种未再发现，2020 年旱季滇南山杨（*Populus rotundifolia* var. *bonatii*）和云南樱桃（*Prunus yunnanensis*）幼苗新增，2021 年雨季滇南山杨幼苗死亡，且在后续调查中该物种未再新增，2022 年雨季多花含笑、荷包山桂花和高盆樱桃（*Prunus cerasoides*）幼苗死亡。

表 1　2019—2022 年哀牢山 20 hm² 森林动态监测样地树种幼苗组成和多样性的配对样本 Wilcoxon 符号秩检验的结果

Table 1　Results of paired wise Wilcoxon signed rank test of seedling composition and diversity in a 20 hm² Ailaoshan forest dynamics plot from 2019 to 2022

调查时间 Survey time	物种丰富度 Species richness	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	Simpson 指数 Simpson index	样方平均幼苗物种丰富度 Average species richness of seedlings in quadrat
第一次调查 First census	55	3.20	0.94	2.97
2019 年旱季 Dry season in 2019	56	3.24	0.94	3.07
2019 年雨季 Rainy season in 2019	55	3.24	0.94	3.08

2020 年旱季 Dry season in 2020	57	3.27	0.94	3.13
2020 年雨季 Rainy season in 2020	57	3.25	0.94	3.12
2021 年旱季 Dry season in 2021	57	3.23	0.94	2.85
2021 年雨季 Rainy season in 2021	56	3.21	0.93	2.71
2022 年旱季 Dry season in 2022	56	3.21	0.93	2.64
2022 年雨季 Rainy season in 2022	53	3.18	0.93	2.58
P	0.174	0.174	1.000	0.375

第 1 次调查时幼苗重要值排名前 20 的树种及其在幼苗调查期间的重要值变化如表 2 所示。不同树种在调查期间幼苗重要值变化差异较大。在调查期间，多花山矾（*Symplocos ramosissima*）和黄心树幼苗始终是优势种，重要值始终在前 2 位，其重要值之和始终占重要值总和的 20%以上（表 2），表明这些物种在样地中数量最多，分布范围也最广。受新增、死亡幼苗的影响，个别树种在调查期间重要值变化差异较大。如水红木（*Viburnum cylindricum*）在第一次调查时重要值排名为第 3 名，在 2022 年 11 月最后一次调查时重要值排名为第 18 名。

表 2　哀牢山 20 hm² 森林动态监测样地第一次调查时重要值排名前 20 的树种幼苗

Table 2　Top 20 tree species seedlings with highest importance values in a 20 hm² Ailaoshan forest dynamics plot in the first census

物种 Species	重要值 Importance value (%)								
	第一次调查 First census	2019 年旱季 Dry season in 2019	2019 年雨季 Rainy season in 2019	2020 年旱季 Dry season in 2020	2020 年雨季 Rainy season in 2020	2021 年旱季 Dry season in 2021	2021 年雨季 Rainy season in 2021	2022 年旱季 Dry season in 2022	2022 年雨季 Rainy season in 2022
多花山矾 *Symplocos ramosissima*	15.76	15.18	15.59	15.75	15.67	16.00	16.27	16.49	16.49
黄心树 *Machilus gamblei*	8.19	7.99	7.22	7.07	6.85	7.15	7.12	7.66	7.66
水红木 *Viburnum cylindricum*	5.96	5.56	5.02	4.64	3.77	2.90	1.85	1.51	1.51
南亚枇杷 *Eriobotrya bengalensis*	5.41	5.29	5.39	5.19	5.30	5.78	6.61	6.47	6.47
南洋木荷 *Schima noronhae*	5.24	5.06	3.70	3.44	3.29	3.18	3.23	3.25	3.25
红花木莲 *Manglietia insignis*	4.62	4.36	4.59	4.41	4.25	4.37	4.45	4.58	4.58
白瑞香 *Daphne papyracea*	4.51	4.28	4.38	4.14	4.58	4.41	4.53	4.79	4.79
朱砂根 *Ardisia crenata*	4.10	4.45	5.23	5.00	5.93	6.32	6.17	6.01	6.01
珊瑚冬青 *Ilex corallina*	3.85	3.86	3.51	3.58	3.77	4.07	4.16	4.12	4.12
蒙自连蕊茶 *Camellia forrestii*	3.67	3.55	3.73	3.73	3.95	4.05	4.26	4.44	4.44

折柄茶 *Stewartia pteropetiolata*	3.56	3.56	3.33	3.07	2.93	3.09	2.93	2.85	2.85
瓦山安息香 *Styrax perkinsiae*	3.36	4.03	4.04	4.08	3.93	4.18	4.16	4.15	4.15
硬壳柯 *Lithocarpus hancei*	3.24	3.13	3.38	3.15	4.07	3.60	3.44	3.34	3.34
黄丹木姜子 *Litsea elongata*	3.17	3.14	3.22	3.16	3.31	3.68	3.86	3.88	3.88
多果新木姜子 *Neolitsea polycarpa*	2.44	2.36	2.54	3.36	3.39	3.05	3.14	3.04	3.04
长柱十大功劳 *Mahonia duclouxiana*	2.34	2.67	2.67	2.82	2.60	2.45	2.43	2.32	2.32
瑞丽鹅掌柴 *Heptapleurum shweliense*	1.84	1.79	1.72	1.73	1.65	1.63	1.58	1.57	1.57
针齿铁仔 *Myrsine semiserrata*	1.60	1.49	1.41	1.39	1.37	1.40	1.54	1.55	1.55
丛花山矾 *Symplocos poilanei*	1.37	1.27	1.12	1.16	1.15	1.19	1.19	1.17	1.17
山鸡椒 *Litsea cubeba*	1.24	1.28	1.40	1.16	0.86	0.73	0.54	0.37	0.37

2.2 幼苗群落的数量动态

2019—2022 年 9 次调查中累计记录幼苗共 2 928 株。幼苗个体数累计超过 100 株的有 11 个种，占幼苗总数的 65.16%（1 908 株）。其中个体数最多的为多花山矾（478 株），其次为黄心树（254 株），其总数占幼苗总数的 25.00%。幼苗个体数在 10~100 的树种有 29 种，占幼苗总数的 32.58%（954 株）。

幼苗个体数少于 10 株的树种有 18 种，占幼苗总数的 2.25%（66 株），其中仅有 1 株个体的树种有 5 种，包括荷包山桂花（*Polygala arillate*）、木帚栒子、山矾（*Symplocos sumuntia*）、文山鹅掌柴（*Heptapleurum fengii*）和珍珠花（*Lyonia ovalifolia*）。

2019—2022 年累计记录 817 株新增树种幼苗，共计物种数 47 种，分属 24 科 25 属。2019—2022 年群落新增率为 38.45%。调查期间新增幼苗数量超过 100 株的 2 个树种分别是朱砂根（*Ardisia crenata*，111 株，新增率 127.59%）和多花山矾（110 株，新增率 29.89%），占新增幼苗总数的 27.05%。其次新增幼苗数量在 10~100 株之间的树种有 18 个，包括黄心树（66 株，新增率 34.55%）、硬壳柯（57 株，新增率 95.00%）和多果新木姜子（48 株，新增率 106.67%）等物种，共计 517 株，占新增幼苗总数的 63.28%。新增幼苗数量低于 10 株的树种有 27 个，共计 79 株，占新增幼苗总数的 9.67%，其中 6 个物种的新增幼苗数量只有 1 株。根据记录，多沟杜英（*Elaeocarpus lacunosus*）、多花含笑、荷包山桂花、景东冬青（*Ilex gintungensis*）、柳叶润楠、木帚栒子、乔木茵芋（*Skimmia arborescens*）、山矾、文山鹅掌柴、云南越橘（*Vaccinium duclouxii*）和珍珠花 11 个物种在调查期间未出现新增幼苗。

2019—2022 年累计记录 1 181 株死亡树种幼苗，共计物种数 50 种，分属 25 科 39 属。2019—2022 年群落死亡率为 55.58%。调查期间死亡幼苗数量超过 100 株的 2 个树种分别是多花山矾（157 株，死亡率 42.66%）和水红木（107 株，死亡率 86.99%），占死亡幼苗总数的 22.35%。死亡幼苗数量在 10~100 株之间的树种有 24 种，包括朱砂根（91 株，死亡率 104.60%）、黄心树（89 株，死亡率 46.60%）和硬壳柯（64 株，死亡率 106.67%）等物种，共计 826 株，占死亡幼苗总数的 69.94%。死亡幼苗数量低于 10 株的树种有 24 种，共计 91 株，占死亡幼苗总数的 7.71%，其中 5 个物种的死亡幼苗数量只有 1 株。根据记录，多沟杜英、景东冬青、柳叶润楠、三股筋香、山矾、团花新木姜子、文山鹅掌柴和珍珠花 8 个物种在调查期间未出现死亡幼苗。

2019 年旱季—2022 年雨季未监测到幼苗数量、新增幼苗数量、幼苗新增率、死亡幼苗数量和幼苗死亡率的季节性差异（表 3）。新增幼苗数量的峰值出现在雨季，幼苗新增率在 2019 年雨季最大，雨季幼苗新增率比旱季高，但对比旱季和雨季记录的数据发现旱季和雨季新增幼苗数量和新增率没有显著差异（表 3）。死亡幼苗数量的峰值出现在 2019 年雨季和 2021 年旱季，幼苗死亡率在 2021 年旱季最大，雨季幼苗死亡率通常比旱季高，但对比旱季和雨季记录的数据发现旱季和雨季死亡幼苗数量和死亡率没有显著差异（表 3）。树种幼苗群落新增率仅在 2019 年旱季和 2020 年旱季大于死亡率，在其余调查时间内树种幼苗群落自然增长率均为负。

表 3　2019—2022 年哀牢山 20 hm^2 森林动态监测样地树种幼苗数量的配对样本 Wilcoxon 符号秩检验的结果

Table 3　Results of paired wise Wilcoxon signed rank test of seedling number in a 20 hm^2 Ailaoshan forest dynamics plot from 2019 to 2022

调查时间 Survey time	上次记录幼苗株数 No. of seedlings recorded last time	现存幼苗株数 No. of seedlings existing	新增幼苗株数 No. of seedlings recruited	死亡幼苗株数 No. of seedlings dead	新增率 Recruitment rate (%)	死亡率 Mortality rate (%)	自然增长率 Natural increase rate (%)
2019 年旱季 Dry season in 2019	2 125	2 207	134	52	6.31	2.45	3.86
2019 年雨季	2 207	2 182	211	236	9.56	10.69	-1.13

Rainy season in 2019							
2020 年旱季 Dry season in 2020	2 182	2 219	141	104	6.46	4.77	1.70
2020 年雨季 Rainy season in 2020	2 219	2 198	157	178	7.08	8.02	-0.95
2021 年旱季 Dry season in 2021	2 198	1 976	32	254	1.46	11.56	-10.10
2021 年雨季 Rainy season in 2021	1 976	1 869	55	162	2.78	8.20	-5.41
2022 年旱季 Dry season in 2022	1 869	1 802	15	82	0.80	4.39	-3.58
2022 年雨季 Rainy season in 2022	1 802	1 761	72	113	4.00	6.27	-2.28
累计（与第一次调查比较） Accumulation（compared to the first census）	—	—	817	1181	38.45	55.58	-17.13
P	—	0.125	0.125	0.625	0.125	0.625	0.875

2.3 幼苗的空间分布

多数物种分布范围较小，仅有少数物种可以在整个样地里广泛分布。对树种幼苗物种分布频度进行研究发现，多数物种仅分布在 0~50 个样方内，少数物种分布在 51~100 个样方内，仅有多花山矾幼苗的分布频次大于 100（图 2）。2019—2022 年 9 次调查中，幼苗分布在 0~50 个样方内的频率呈上升趋势，树种分布的样方数量呈下降趋势（图 2）。

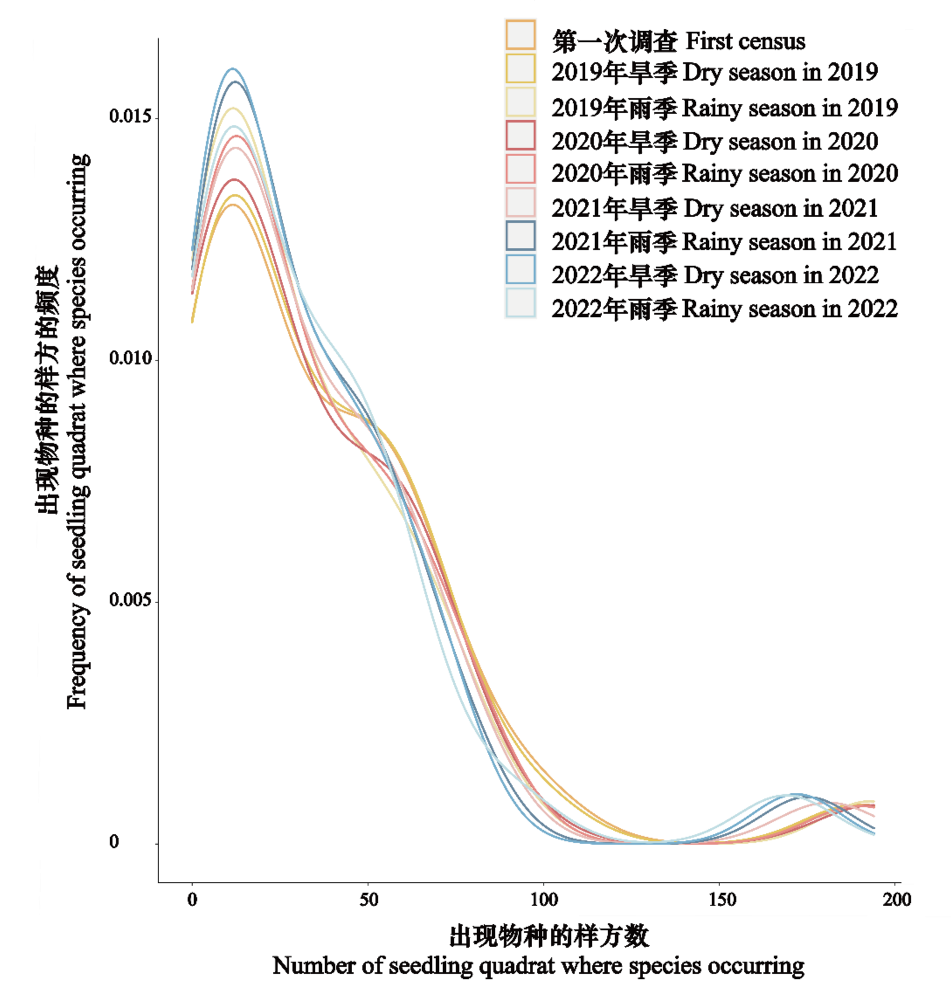


图 2　2019—2022 年哀牢山 20 hm^2 森林动态监测样地树种幼苗物种在幼苗样方中的分布频度

Fig. 2　Frequency of tree seedlings in seedling quadrats in a 20 hm^2 Ailaoshan forest dynamics plot from 2019 to 2022

样地中 3 类地形所占面积由大到小排序分别为平地（5.6 hm^2）、沟谷（6.88 hm^2）和山脊（7.52 hm^2）（表 4）。根据现实地形情况的影响，各类地形布设的幼苗样方数有较大差异，平地、沟谷和山脊分别布设了 123、153 和 174 个幼苗样方。由于各地形土壤、光照、树种分布以及布设的幼苗样方数量差异，导致在平地、沟谷和山脊地形中幼苗群落的数量特征不同。2019 年第一次调查时在山脊地形中记录的幼苗数量、Simpson 指数和样方平均幼苗密度最高，但是平地地形中记录的样方平均幼苗物种丰富度、样方平均 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数最高（表 4）。在调查期间平地地形中的样方幼苗物种丰富度、幼苗密度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数最高，山脊次之，沟谷最低（图 3）。

表 4　第一次调查时哀牢山 20 hm² 森林动态监测样地 3 种地形的幼苗特征

Table 4　Seedling dynamics across the three habitat types (topography) in a 20 hm² Ailaoshan forest dynamics plot in the first census

生境类型 Habitat type	面积 Area (hm²)	幼苗样方数 No. of quadrats	物种丰富度 Species richness	幼苗数量 No. of seedlings	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	Simpson 指数 Simpson index	样方平均幼苗物种丰富度 Average species richness of seedlings in quadrat	样方平均幼苗密度 Average seedling density in quadrat	样方平均 Shannon-Wiener 指数 Average Shannon-Wiener index in quadrat	样方平均 Simpson 指数 Average Simpson index in quadrat
平地 Flat	5.6	123	47	619	2.94	0.90	3.41	5.03	0.77	0.50
沟谷 Valley	6.88	153	44	598	3.13	0.93	2.43	3.91	0.70	0.46
山脊 Ridge	7.52	174	47	908	3.10	0.94	3.14	5.22	0.76	0.49

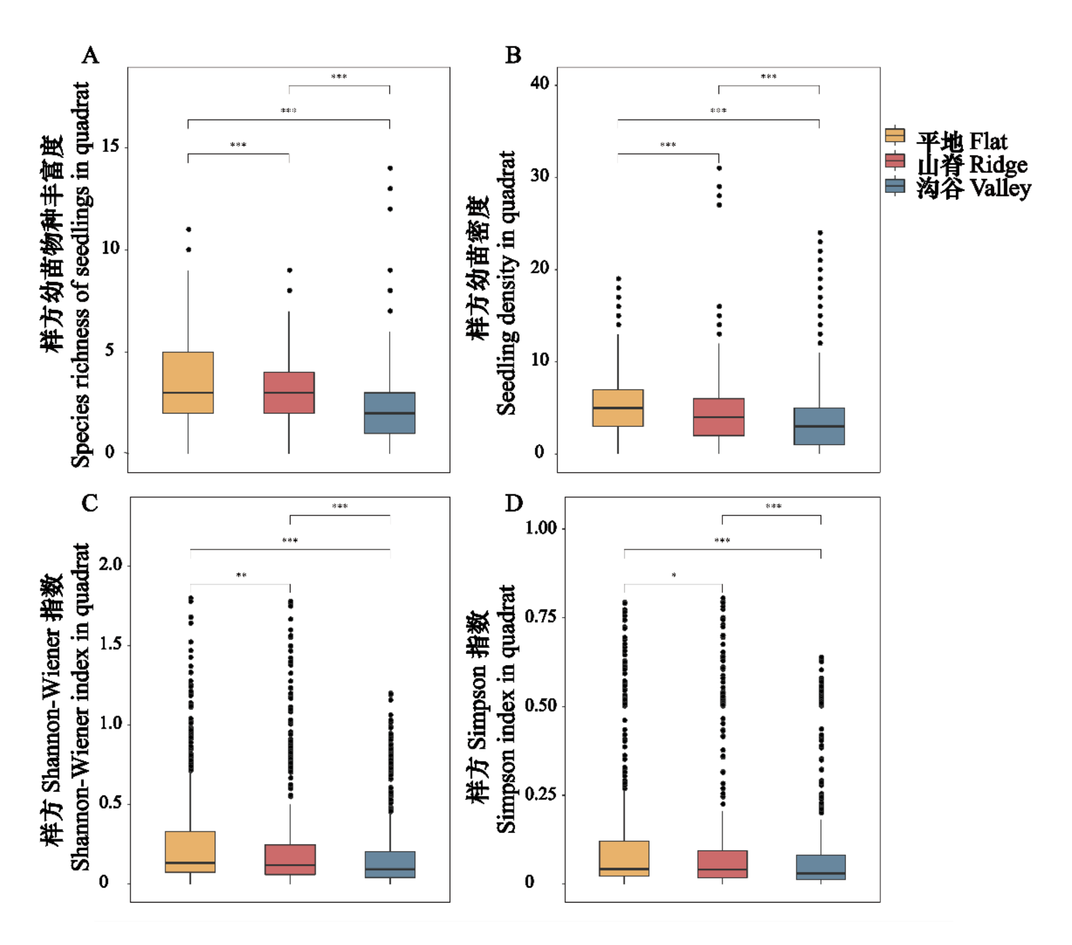
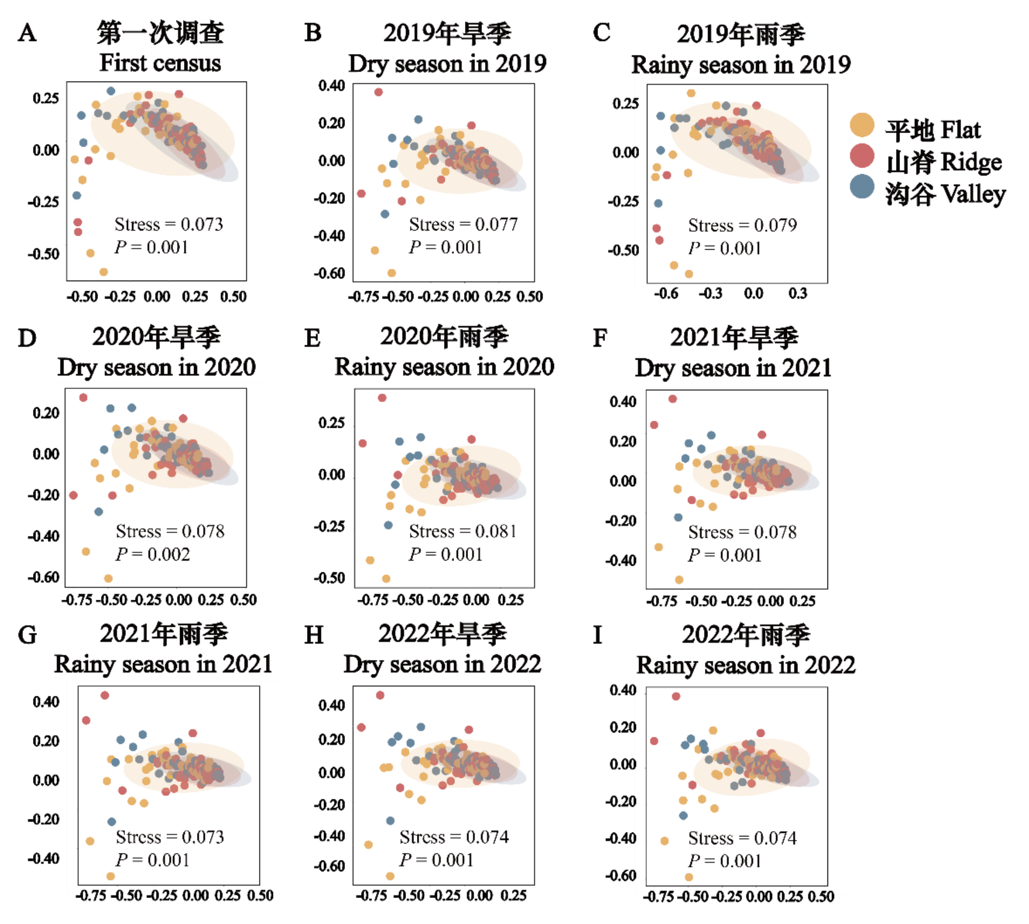


图 3　2019—2022 年哀牢山 20 hm^2 森林动态监测样地样方幼苗物种丰富度、幼苗密度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数在 3 类地形间的差异

Fig. 3　Difference in species richness, seedling density, Shannon-Wiener index and Simpson index at quadrat level among the 3 habitat types (topography) in a 20 hm^2 Ailaoshan forest dynamics plot from 2019 to 2022

2019 年第一次调查时山脊和沟谷之间的 Bray-Curtis 相异指数最小，为 0.10，表示山脊和沟谷地形间物种组成的差异性最小，而平地和山脊（0.17）、平地和沟谷（0.16）之间的 Bray-Curtis 相异指数较大，表示平地和山脊地形、平地和沟谷地形间物种组成的差异性较大。非度量多维尺度排序的 stress 值均＜0.1，表明排序效果良好（图 4）。非度量多维尺度排序结果显示，在调查期间样地内树种幼苗在空间排序上存在显著差异（距离矩阵的多变量方差分析，图 4），表明 3 个地形间的物种组成具有显著差异。



圆圈代表样方。通过置换多元方差分析检验各地形物种组成的相似性。

Circles represent the sample points. The similarity of species composition between different habitat types (topography) is examined using Permutational multivariate analysis of variance (Adonis).

图 4　2019—2022 年哀牢山 20 hm² 森林动态监测样地幼苗群落组成在 3 类地形间的差异（非度量多维尺度分析）

Fig. 4　The difference in seedlings community composition between the 3 habitat types (topography) in a 20 hm² Ailaoshan forest dynamics plot from 2019 to 2022 (nonmetric multidimensional scaling)

3 讨论与结论

3.1 幼苗群落的物种组成

2019 年第一次在哀牢山中山湿性常绿阔叶林内 450 个幼苗样方进行调查时共记录 55 个物种 2 125 株幼苗（4.72 株·m^{-2}）。与广东鼎湖山南亚热带常绿阔叶林、湖南八大公山亚热带山地常绿落叶阔叶混交林、浙江古田山中亚热带常绿阔叶林和浙江天童亚热带常绿阔叶林相比，哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林幼苗物种丰富度最低，幼苗密度仅高于浙江天童山（宾粤等，2011；郭印等，2016；刘何铭等，2017；徐文秀等，2017）。这可能与哀牢山亚热带中山常绿阔叶林的海拔和气候有关，与其他亚热带森林样地相比，哀牢山样地海拔较高、年降水量较低、气温较低（邱学忠和谢寿昌，1998）。物种丰富度受海拔梯度的影响，一般情况下会随着海拔的升高而降低（唐志尧和方精云，2004；王辉，2015）。

在调查期间未监测到群落内树种幼苗物种组成和多样性的季节性差异（表 1），说明该林分更新稳定。在由蒙自连蕊茶、云南越橘、多花山矾、硬壳柯、变色锥、南亚枇杷、木果柯、山矾、滇润楠和丛花山矾组成的重要值排序前 10 位的样地树种中（温韩东等，2018），

有 3 个树种的幼苗出现在重要值排序前 10 位的幼苗组成中，包括蒙自连蕊茶、多花山矾和南亚枇杷（*Eriobotrya bengalensis*），表明这 3 个树种的幼苗与大树个体在样地群落中均占据优势地位。而其余 7 个树种在样地内大树个体数和幼苗个体数存在较大差异，表明这些物种在样地内的实生苗更新存在限制。这可能与种子传播方式有关，其中硬壳柯、变色锥和木果柯种子产量较高，但是主要通过啮齿动物传播，在传播过程中，大量种子被取食（郎政伟和巩合德，2016），仅有少数种子存活并萌发成幼苗，因此这些物种主要以萌生苗的形式进行幼苗更新（陈沐等，2008）。然而制约该森林群落树种幼苗更新和死亡的影响因素还有待进一步研究。

3.2 幼苗群落的数量动态

在哀牢山 20 hm^2 动态监测样地中，本研究未监测到幼苗数量、新增幼苗数量和死亡幼苗数量的季节性差异，这种情况可能是由于季节间差异受到巨大的年际波动的影响。巩合德等（2011）对哀牢山 6 hm^2 常绿阔叶林中树种幼苗季节动态为期 1 年的研究发现新增幼苗数量的峰值出现在雨季，而死亡幼苗数量的峰值出现在旱季。研究间的差异可能与幼苗监测的时间尺度和频率有关。巩合德等（2011）使用了高频率（每 2 周复查一次）的监测方法，能够记录到更多的幼苗新增死亡动态。而本研究中，为了达成长期监测的目标，幼苗监测频率为每 6 个月一次，仅能记录季节间幼苗的新增死亡动态。因此不同监测频率和监测时间尺度可能导致不一致的研究结果。同时，幼苗的死亡数量与该年新增幼苗数量相关，幼苗密度过高容易招致更多的天敌和病原菌（Janzen, 1970；Connell, 1971），因此幼苗的大量新增往往伴随着幼苗的大量死亡（Hett, 1971；Kelly, 1994）。并且幼苗死亡数量和死亡率也和极端气候事件有关（Browne et al., 2021）。除此之外，幼苗新增数量和死亡数量的季节差异的不同可能与物种组成的差异有关。在哀牢山 6 hm^2 常绿阔叶林的幼苗动态监测样地中，新增幼苗数量在前 4 位的树种依次是宿鳞稠李(*Prunus perulata*)、南洋木荷、多花山矾和中缅八角（*Illicium burmanicum*），死亡幼苗数量在在前 4 位的树种依次是黄心树、宿鳞稠李、多花山矾和中缅八角（巩合德等，2011）。而在哀牢山 20 hm^2 动态监测样地中，新增幼苗数量排名在前 4 的树种依次是朱砂根、多花山矾、黄心树和硬壳柯，死亡幼苗数量在在前 4 位的树种依次是多花山矾、水红木、朱砂根和黄心树。并且通过哀牢山 20 hm^2 动态监测样地新增幼苗数量和死亡幼苗数量排名前 4 的树种幼苗动态分析发现，这些物种的新增幼苗数量和死亡幼苗数量的季节差异均不显著（配对样本 Wilcoxon 符号秩检验，P＞0.050）。这说明在哀牢山 20 hm^2 动态监测样地中，幼苗新增数量排名靠前的树种幼苗可能对旱季条件有较强的适应性。与此同时，巩合德等（2011）发现新增幼苗数量和死亡幼苗数量与每月降雨量的相关性并不显著，也说明在哀牢山亚热带森林中幼苗新增和死亡受降水条件的影响较小。

在哀牢山 20 hm^2 动态监测样地中，本研究也未监测到幼苗新增率和死亡率的季节性差异，说明一般的季节性干旱可能并不会导致亚热带中山湿性常绿阔叶林的幼苗动态发生较大变化。该结果与高黎贡山中山常绿湿性阔叶林为期 1 年的研究结果不同，后者发现幼苗在旱季的死亡率较高（孙继文等，2023）。而本研究对哀牢山中山湿性常绿阔叶林的幼苗季节性动态开展了长期监测（4 个旱季和 4 个雨季）研究，发现 2019—2022 年哀牢山中山湿性常绿阔叶林旱季幼苗死亡率为 2.45%~11.56%，且旱季和雨季的幼苗新增率和死亡率具有显著的年际变化。另外该亚热带森林旱季幼苗死亡率远低于热带森林，如泰国热带季节雨林（旱季死亡率 91.30%~96.80%）和西双版纳热带雨林（旱季死亡率 26.49%）（Marod et al., 2002；李晓亮等，2009）。前人通常认为降雨量低、气温高等带来的干旱胁迫是导致旱季幼苗死亡的主要原因（Marod et al., 2002；Comita & Engelbrecht, 2009；巩合德等，2011；孙继文等，2023）。巩合德等（2011）对哀牢山常绿阔叶林树种幼苗时空分布特征进行研究，发现新增幼苗和死亡幼苗数量与每月降雨量的相关性并不显著，因此在哀牢山中山常绿湿性阔叶林中，一般的旱季水分条件可能并不是限制幼苗的存活的主要原因。与雨季相比，旱季的光照条件

通常更高（Huete et al., 2006；Comita & Engelbrecht, 2009），病虫害压力更低（Givnish, 1999；Spear et al., 2015）。因此，相对干旱的环境也可能有利于幼苗存活，例如在巴拿马热带季节湿润森林中，旱季严重程度增加降低了幼苗死亡风险（Johnson et al., 2017）。

本研究中，先锋树种水红木的幼苗新增率仅为 3.25%，而死亡率却高达 86.99%，且重要值持续下降。先锋树种是需光植物，它们的种子只能在林窗中萌发，幼苗生长也需要较强的光照条件（曹敏等，2000），然而在哀牢山中山湿性常绿阔叶林中郁闭度较高，在 2015 年样地内平均林冠开度为 13.65%（Song et al., 2018a），2023 年平均林冠开度为 5.50%，随着林冠的郁闭，其幼苗在样地内难以更新和存活，幼苗死亡率远高于新增率。

调查期间多沟杜英、多花含笑、荷包山桂花、景东冬青、柳叶润楠、木帚栒子、乔木茵芋、山矾、文山鹅掌柴、云南越橘和珍珠花 11 个物种在调查期间未出现新增幼苗，其限制因子可能是多方面的：一方面，稀有种的幼苗更新存在种源限制；另一方面，常见种存在大年结实的现象从而限制幼苗更新；此外，林下生境也限制着种子萌发和幼苗存活。

调查期间多沟杜英、景东冬青、柳叶润楠、三股筋香、山矾、团花新木姜子、文山鹅掌柴和珍珠花 8 个物种未出现死亡幼苗，影响其死亡的因素各有不同。多沟杜英、团花木姜子和文山鹅掌柴未出现死亡幼苗可能是由于群落补偿趋势（community compensatory trend），导致稀有种相对普遍种具有更高的存活率（Connell et al., 1984；Chen et al., 2010b；Lin et al., 2012）。景东冬青、柳叶润楠和山矾未出现死亡幼苗可能是由于幼苗本身幼苗高度较高（平均高度分别为 56、38 、88 cm），幼苗高度较高的个体在资源获取方面具有一定优势（Johnson et al., 2017），因为幼苗高度与死亡率呈负相关，幼苗高度越高的个体其死亡率越低（Lin et al., 2012；Johnson et al., 2017；Song et al., 2018b）。三股筋香所含的挥发油对病原菌具有很好的抑制作用（杨得坡等，1999；杜萍和张先俊，2009），珍珠花所含的二萜类化合物具有抗菌和抑制昆虫取食的作用（Lv et al., 2016；Lv et al., 2017；李悦，2022），因此三股筋香和珍珠花能够更好的抵御病原菌以及植食者，进而降低其死亡率。

3.3 幼苗的空间分布

本研究发现不同树种幼苗出现的样方数表现出一定差异，多数物种分布范围较小，仅有多花山矾广泛分布于样地内，并且物种分布和多样性有显著的地形差异。幼苗空间分布的差异与该物种种子数量、种子扩散能力和生境适应性有关（杜彦君和马克平，2012）。大多数树种由于种子数量少，种子扩散能力不足，难以散布到离母树较远的距离（Janzen, 1970；张健等，2009；杨小飞等，2010），具有一定的种源限制和扩散限制（宾粤等，2011），因此幼苗多度和分布范围受到了限制（Harms et al., 2001；杜彦君和马克平，2012）。如蒙自连蕊茶在样地的树木（DBH≥1 cm）群落中重要值排名为第 1（温韩东等，2018），但 2019 年笔者第一次调查时该树种幼苗在幼苗样方中重要值排名仅为第 10。蒙自连蕊茶种子较大，种子数量较少，主要通过啮齿动物传播，因此传播能力有限且在传播过程大量种子被取食，该物种在样地内主要以萌生苗的形式存在（陈沐等，2008）。幼苗的空间分布还取决于该生境是否能够满足该物种幼苗的存活条件（Baraloto & Goldberg, 2004）。地形的变化会导致环境因子，如光照、水分、温度和土壤养分含量等发生空间变异（张忠华等，2011），从而影响幼苗的存活与分布（John et al., 2007；Wu et al., 2017；Song et al., 2018a）。如先锋种水红木的新增幼苗倾向于分布在光照强度高的地区，在沟谷地形中分布较少；而演替后期种南亚枇杷的新增幼苗倾向于分布在山脊地形中，在平地地形中分布较少（Song et al., 2018a）。本研究发现在调查期间平地地形中的样方幼苗物种丰富度、幼苗密度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数最高，平地与山脊和沟谷地形间物种组成的差异性较大，即海拔较低，坡度较小的平地地形的物种多样性更高。Metz（2012）对厄瓜多尔 Yasuní森林幼苗在不同地形生境中的动态变化的研究结果也表明，在 2003—2005 年样方平均幼苗数量在海拔低、坡度小的地形生境中最高。该结果可能与温度和土壤水分在不同地形中的分配有关。在海拔较低的

平地地形中，温度和土壤含水量较高（You et al., 2013），可以促进种子发芽和幼苗存活，因而可以保持较高的物种丰富度。物种分布的地形偏好也会影响地形生境间的幼苗特征，Song等（2018a）发现在哀牢山中山湿性常绿阔叶林中 28%的新增幼苗物种与平地地形呈正相关，其中包括一些重要值排名靠前的物种，如多花山矾和黄心树。因此海拔低、坡度小的平地地形中的样方幼苗物种丰富度、幼苗密度和多样性高于山脊和沟谷地形。

参考文献：

宾粤，叶万辉，曹洪麟，等，2011. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地幼苗的分布[J]. 生物多样性，19(2)：127-133. [BIN Y, YE WH, CAO HL, et al., 2011. Seedling distribution in a subtropical evergreen broad-leaved forest plot in the Dinghu Mountain[J]. Biodivers Sci, 19(2): 127-133.]

蔡军奇，刘大鹏，张淑媛，等，2018. 辽东山区次生林乔木幼苗组成及其年际动态[J]. 生物多样性，26(11)：1147-1157. [CAI JQ, LIU DP, ZHANG SY, et al., 2018. Composition and interannual dynamics of tree seedlings in a secondary forest in montane region of eastern Liaoning Province, China[J]. Biodivers Sci, 26(11): 1147–1157.]

曹敏，付先惠，杨一光，等，2000. 热带森林中的斑块动态与物种多样性维持[J]. 生物多样性，8(2)：172-179. [CAO M, HUI XF, YANG YG, et al., 2000. Patch dynamics in tropical forests and the maintenance of tree species diversity[J]. Biodivers Sci, 8(2): 172-179.]

陈浩，巩合德，鲁志云，等，2022. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林土壤养分的时间及空间变化规律[J]. 西部林业科学，51(2):74-79. [CHEN H, GONG HD, LU ZY, et al., 2022. Temporal and spatial variations of soil nutrients in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains[J]. Western For Sci, 51(2): 74-79.]

陈沐，房辉，曹敏，2008. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林树种萌生特征研究[J]. 广西植物，28(5)：627-632. [CHEN M, FANG H, CAO M, 2008. Sprouting characteristics of sprouted woody plants in the mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain, Yunnan Province[J]. Guihaia, 28(5): 627-632.]

杜萍，张先俊，2009. 香果果仁脂肪酸成分的 GC-MS 分析[J]. 食品科学，30(18)：267-269. [DU P, ZHANG XJ, 2009. GC-MS analysis of fatty acid composition in seeds of *Lindera thomsonii* Allen[J]. Food Sci, 30(18): 267-269.]

杜彦君，马克平，2012. 森林种子雨研究进展与展望[J]. 生物多样性，20(1)：94-107. [DU YJ, MA KP, 2012. Advancements and prospects in forest seed rain studies[J]. Biodivers Sci, 20(1): 94–107]

巩合德，杨国平，鲁志云，等，2011. 哀牢山常绿阔叶林乔木树种的幼苗组成及时空分布特征[J]. 生物多样性，19(2)：151-157. [GONG HD, YANG GP, LU ZY, et al., 2011. Composition and spatio-temporal distribution of tree seedlings in an evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, Yunnan[J]. Biodivers Sci, 19(2): 151-157.]

郭印，王云泉，陈磊，等，2016. 不同取样强度下古田山木本植物幼苗组成及其分布格局比较[J]. 生物多样性，24(10)：1093-1104. [GUO Y, WANG YQ, CHEN L, et al., 2016. Comparing tree seedling composition and distribution patterns under different sampling intensities in the 24 ha Gutianshan forest dynamics plot[J]. Biodivers Sci, 24(10): 1093–1104.]

何念军，朱文婷，李涛，等，2022. 亚热带-温带过渡区秦岭落叶阔叶林幼苗组成及数量动态研究[J]. 植物科学学报，40(3)：334-343. [HE NJ, ZHU WT, LI T, et al., 2022. Seedling composition and dynamics of a deciduous broad-leaved forest in the subtropical-temperate transitional zone of the Qinling Mountains, China[J]. Plant Sci J, 40(3): 334-343.]

郎政伟，巩合德，2016. 亚热带和热带森林内小型啮齿动物觅食行为差异[J]. 西部林业科学，45(6)：133-141. [LANG ZW, GONG HD, 2016. Foraging behavior of scatter-hoarding rodent in subtropical and tropical Forests[J]. Western For Sci, 45(6): 133-141.]
李晓亮，王洪，郑征，等，2009. 西双版纳热带森林树种幼苗的组成、空间分布和旱季存活[J]. 植物生态学报，33(4)：658-671. [LI XL, WANG H, ZHENG Z, et al., 2009. Composition, spatial distribution and survival during the dry season of tree seedlings in a tropical forest in Xishuangbanna, SW China[J]. Chin J Plant Ecol, 33(4): 658-671.]
李悦，2022. 珍珠花（*Lyonia ovalifolia*）枝叶的化学成分及其生物活性研究[D]. 江西：南昌大学. [LI Y, 2022. Studies on chemical constituents and bioactivities of the twigs and Leaves of *Lyonia ovalifolia* [D]. Jiangxi: Nanchang University.]
刘何铭，马遵平，杨庆松，等，2017. 天童常绿阔叶林定居幼苗存活和生长的关联[J]. 生物多样性，25(1)：11-22. [LIU HM, MA ZP, YANG QS, et al., 2017. Relationships between established seedling survival and growth in evergreen broad-leaved forest in Tiantong [J]. Biodivers Sci, 25(1): 11–22.]
邱学忠，谢寿昌，1998. 哀牢山森林生态系统研究[M]. 昆明：云南科技出版社. [QIU XZ, XIE SC, 1998. Study on the forest ecosystem in Ailao Mountains, Yunnan, China [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press.]
尚升海，角媛梅，刘澄静，等，2019. 哀牢山区降水时空变化及其阻隔效应研究[J]. 西南大学学报，41(8)：92-98. [SHANG SH, JIAO YM, LIU CJ, et al., 2019. A study of the spatio-temporal variation of precipitation in the Ailao Mountain area and its barrier effect[J]. J Southwest Univ, 41(8): 92-98.]
施璐璐，骆争荣，夏家天，等，2014. 亚热带中山常绿阔叶林木本植物幼苗数量动态及其与生境的相关性[J]. 生态学报，34(22)：6510-6518. [SHI LL, LUO ZR, XIA JT, et al., 2014. Woody seedling dynamics and the correlation between habitat and regeneration / mortality in a subtropical evergreen broad-leaved forest in China[J]. Acta Ecol Sin, 34(22): 6510-6518.]
宋立奕，郎南军，郑科，等，2012. 云南元谋干热河谷膏桐天然更新种群结构与分布格局研究[J]. 植物科学学报，30(6)：558-567. [SONG LY, LANG NJ, ZHENG K, et al., 2012. Population structure and spatial distribution patterns of a naturally regenerated *Jatropha curcas* L. population in a dry hot Yuanmou Valley in Yunnan[J]. Plant Sci J, 30(6): 558-567.]
孙继文，乌俊杰，于小莉，等，2023. 高黎贡山中山湿性常绿阔叶林幼苗动态季节变化及其影响因素[J]. 绿色科技，25(5)：87-92. [SUN JW, WU JJ, YU XL, et al., 2023. Dynamics seasonal variation of seedlings and its influencing factors in middle mountain moist evergreen broad - leaved forest in Gaoligong Mountain[J]. J Green Sci Technol, 25(5): 87-92.]
唐志尧，方精云，2004. 植物物种多样性的垂直分布格局[J]. 生物多样性，12(1)：20-28. [TANG ZY, FANG JY, 2004. A review on the elevational patterns of plant species diversity[J]. Biodivers Sci, 12(1): 20-28.]
王辉，张汝杰，崔立奇，等，2015. 海拔对油松天然更新和胸径生长的影响[J]. 河北林果研究，30(1)：45-50. [WANG H, ZHANG RJ, CUI LQ, et al., 2015. The effect of altitudes on natural regeneration and diameter growth of *Pinus tabulaeformis*[J]. Hebei J For Orchard Res, 30(1): 45-50.]
温韩东，林露湘，杨洁，等，2018. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林 20 hm^2动态样地的物种组成与群落结构[J]. 植物生态学报，42(4)：419-429. [WEN HD, LIN LX, YANG J, et al., 2018. Species composition and community structure of a 20 hm^2 plot of mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest on the Mts. Ailaoshan, Yunnan Province, China[J]. Chin J Plant

Ecol, 42(4): 419-429.]
徐文秀，路俊盟，卢志军，等，2017. 八大公山常绿落叶阔叶混交林影响幼苗存活的主要因子分析[J]. 植物科学学报，35(5)：659-666. [XU WX, LU JM, LU ZJ, et al., 2017. Analysis of main factors affecting seedling survival in Badagongshan evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest[J]. Plant Sci J, 35(5): 659-666.]
徐振邦，代力民，陈吉泉，等，2001. 长白山红松阔叶混交林森林天然更新条件的研究[J]. 生态学报，21(9)：1413-1420. [XU ZB, DAI LM, CHEN JQ, et al., 2001. Natural regeneration condition in *Pinus koraiensis* broad-leaved mixed forest[J]. Acta Ecol Sin, 21(9): 1413-1420.]
闫琰，姚杰，张新娜，等，2016. 吉林蛟河不同演替阶段针阔混交林木本植物幼苗空间分布与年际动态[J]. 生态学报，36(23)：7644-7654. [YAN Y, YAO J, ZHANG XN, et al., 2016. Spatial distribution and interannual dynamics of tree seedlings at different successional stages in a conifer and broad-leaved mixed forest in Jiaohe, Jilin Province, China[J]. Acta Ecol Sin, 36(23): 7644-7654.]
杨得坡，王发松，彭劲甫，等，1999. 香叶树叶精油的 GC-MS 分析与抑菌活性[J]. 中药材，22(3)：128-131. [YANG DP, WANG FS, PENG JF, et al., 1999. GC-MS analysis and inhibitory activity of the essential oil extracted from the leaves of *Lindera communis*[J]. J Chin Med Mater, 22(3): 128-131.]
杨华，李艳丽，沈林，等，2014. 长白山云冷杉林幼苗幼树空间分布格局及其更新特征[J]. 生态学报，34(24)：7311-7319. [YANG H, LI YL, SHEN L, et al., 2014. Spatial distribution patterns of seedling and sapling in a spruce-fir forest in the Changbai Mountains area in northeastern China[J]. Acta Ecol Sin, 34(24): 7311-7319.]
杨廷丽，安明态，张广奇，等，2022. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物幼苗组成及其年际动态[J]. 北京林业大学学报，44(4)：24-35. [YANG TL, AN MT, ZHANG GQ, et al., 2022. Seedling composition and its interannual dynamics of woody plants in karst evergreen deciduous broadleaved mixed forest[J]. J Beijing For Univ, 44(4): 24−35.]
杨小飞，唐勇，曹敏，2010. 西双版纳热带季节雨林 145 个树种繁殖体特征[J]. 云南植物研究，32(4)：367-377. [YANG XF, TANG Y, CAO M, 2010. Diaspore traits of 145 tree species from a tropical seasonal rainforest in Xishuangbanna, SW China[J]. Acta Bot Yunnan, 32(4): 367-377.]
张健，李步杭，白雪娇，等，2009. 长白山阔叶红松林乔木树种幼苗组成及其年际动态[J]. 生物多样性，17(4)：385-396. [ZHANG J, LI BH, BAI XJ, et al., 2009. Composition and interannual dynamics of tree seedlings in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain[J]. Biodivers Sci, 17(4): 385-396.]
张忠华，胡刚，祝介东，等，2011. 喀斯特森林土壤养分的空间异质性及其对树种分布的影响[J]. 植物生态学报，35(10)：1038-1049. [ZHANG ZH, HU G, ZHU JD, et al., 2011. Spatial heterogeneity of soil nutrients and its impact on tree species distribution in a karst forest of Southwest China[J]. Chin J Plant Ecol, 35(10): 1038-1049.]
周博，范泽鑫，杞金华，2020. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林木径向生长季节动态及其对气候因子的响应[J]. 生态学报，40(5)：1699-1708. [ZHOU B, FAN ZX, QI JH, 2020. Intra-annual radial growth of evergreen and deciduous tree species and their response to climatic factors in a montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, Southwest China[J]. Acta Ecol Sin, 40(5): 1699-1708.]
BACE R, SVOBODA M, POUSKA V, et al., 2012. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?[J]. For Ecol Manage,

266(2012): 254-262.
BARALOTO C, GOLDBERG D, 2004. Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest[J]. Oecologia, 141: 701–712.
BRAY JR, CURTIS JT, 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin[J]. Ecol Monogr, 27(4): 327-349.
BROWNE L, MARKESTEIJN L, ENGELBRECHT BMJ, et al., 2021. Increased mortality of tropical tree seedlings during the extreme 2015-16 El Niño[J]. Glob Change Biol, 27(20): 5043-5053.
CHEN L, LIU WY, WANG GS, 2010a. Estimation of epiphytic biomass and nutrient pools in the subtropical montane cloud forest in the Ailao Mountains, south-western China[J]. Ecol Res, 25(2): 315-325.
CHEN L, MI XC, COMITA LS, et al., 2010b. Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest[J]. Ecol Lett, 13(6): 695-704.
COMITA LS, ENGELBRECHT BMJ, 2009. Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest[J]. Ecology, 90(10): 2755-2765.
CONDIT R, 1998. Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots [M]. Berlin: Springer Verlag and RG Landes Company.
CONNELL JH, 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in forest trees [M]. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
CONNELL JH, GREEN PT, 2000. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree[J]. Ecology, 81(2): 568-584.
CONNELL JH, TRACEY JG, WEBB LJ, 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain-forest tree diversity[J]. Ecol Monogr, 54(2): 141-164.
GIVNISH TJ, 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity[J]. J Ecol, 87(2): 193-210.
HARMS KE, CONDIT R, HUBBELL SP, et al., 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot[J]. J Ecol, 89(6): 947-959.
HETT JM, 1971. A dynamic analysis of age in sugar maple seedlings[J]. Ecology, 52(6): 1071-1074.
HUETE AR, DIDAN K, SHIMABUKURO YE, et al., 2006. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season[J]. Geophys Res Lett, 33(6): L06405.
JANZEN DH, 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests[J]. Am Nat, 104(940): 501-528.
JOHN R, DALLING JW, HARMS KE, et al., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species[J]. Proc Nat Acad Sci USA, 104(3): 864-869.
JOHNSON DJ, CONDIT R, HUBBELL SP, et al., 2017. Abiotic niche partitioning and negative density dependence drive tree seedling survival in a tropical forest[J]. Proc Roy Soc B-Biol Sci, 284(1869): 20172210.
KELLY D, 1994. The evolutionary ecology of mast seeding[J]. Trend Ecol Evolut, 9(12): 465-470.
LI XS, LIU WY, TANG CQ, 2010. The role of the soil seed and seedling bank in the regeneration of diverse plant communities in the subtropical Ailao Mountains, Southwest China[J]. Ecol Res,

25(6): 1171-1182.
LIN LX, COMITA LS, ZHENG Z, et al., 2012. Seasonal differentiation in density-dependent seedling survival in a tropical rain forest[J]. J Ecol, 100(4): 905-914.
LIN YC, COMITA LS, JOHNSON DJ, et al., 2017. Biotic vs abiotic drivers of seedling persistence in a tropical karst forest[J]. J Veg Sci, 28(1): 206-217.
LIU WY, FOX JED, XU ZF, 2002. Biomass and nutrient accumulation in montane evergreen broad-leaved forest (*Lithocarpus xylocarpus* type) in Ailao Mountains, SW China[J]. For Ecol Manage, 158(1-3): 223-235.
LV XJ, LI Y, MA SG, et al., 2017. Isopimarane and nor-diterpene glucosides from the twigs and leaves of *Lyonia ovalifolia*[J]. Tetrahedron, 73(6): 776-784.
LV XJ, LI Y, MA SG, et al., 2016. Antiviral Triterpenes from the Twigs and Leaves of *Lyonia ovalifolia*[J]. J Nat Prod, 79(11): 2824-2837.
MAROD D, KUTINTARA U, TANAKA H, et al., 2002. The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand[J]. Plant Ecol, 161: 41-57.
METZ MR, 2012. Does habitat specialization by seedlings contribute to the high diversity of a lowland rain forest?[J]. J Ecol, 100(4): 969-979.
NGUYEN HH, URIA-DIEZ J, WIEGAND K, 2016. Spatial distribution and association patterns in a tropical evergreen broad-leaved forest of north-central Vietnam[J]. J Veg Sci, 27(2): 318-327.
NYLAND RD, BASHANT AL, BOHN KK, et al., 2006. Interference to hardwood regeneration in northeastern North America: Controlling effects of American beech, striped maple, and hobblebush[J]. North J Appl For, 23(2): 122-132.
RICOTTA C, PODANI J, 2017. On some properties of the Bray-Curtis dissimilarity and their ecological meaning[J]. Ecol Complexity, 31(2017): 201-205.
ROCKWOOD LL, 2006. Introduction to population ecology [M]. Oxford: Blackwell Publishing.
SHANNON CE, WIENER WJ, 1949. The mathematical theory of communication [M]. Urbana: University of Illinois Press.
SIMPSON EH, 1949. Measurement of diversity[J]. Nature, 163(4148): 688.
SONG XY, HOGAN JA, LIN LX, et al., 2018a. Canopy openness and topographic habitat drive tree seedling recruitment after snow damage in an old-growth subtropical forest[J]. For Ecol Manage, 429(2018): 493-502.
SONG XY, JOHNSON DJ, CAO M, et al., 2018b. The strength of density-dependent mortality is contingent on climate and seedling size[J]. J Veg Sci, 29(4): 662-670.
SPEAR ER, COLEY PD, KURSAR TA, 2015. Do pathogens limit the distributions of tropical trees across a rainfall gradient?[J]. J Ecol, 103(1): 165-174.
WU CS, ZHANG YP, XU XL, et al., 2014. Influence of interactions between litter decomposition and rhizosphere activity on soil respiration and on the temperature sensitivity in a subtropical montane forest in SW China[J]. Plant Soil, 381(2014): 215-224.
WU H, FRANKLIN SB, LIU JM, et al., 2017. Relative importance of density dependence and topography on tree mortality in a subtropical mountain forest[J]. For Ecol Manage, 384(2017): 169-179.
YOU GY, ZHANG YP, LIU YH, et al., 2013. Investigation of temperature and aridity at different elevations of Mt. Ailao, SW China[J]. Int J Biometeorol, 57(2013): 487-492.

附录 1　2019—2022 年哀牢山 20 hm² 动态监测样地乔木和灌木幼苗数量特征

Appendix 1　Quantitative characteristics of tree and shrub seedlings in a 20 hm² Ailaoshan forest dynamics plot from 2019 to 2022

物种 Species	生活型 Life form	累计幼苗株数 Accumulated no. of seedlings	累计新增幼苗株数 Accumulated no. of seedlings recruited	累计死亡幼苗株数 Accumulated no. of seedlings dead
白瑞香 *Daphne papyracea*	S	110	23	34
薄叶马银花 *Rhododendron leptothrium*	T	14	2	10
薄叶山矾 *Symplocos anomala*	T	9	4	4
变色锥 *Castanopsis wattii*	T	10	6	3
长柱十大功劳 *Mahonia duclouxiana*	S	68	24	30
丛花山矾 *Symplocos poilanei*	T	35	2	13
大花八角 *Illicium macranthum*	T	12	3	4
滇南山杨 *Populus rotundifolia* var. *bonatii*	T	2	2	2
滇润楠 *Machilus yunnanensis*	T	12	2	7
多沟杜英 *Elaeocarpus lacunosus*	T	2	0	0
多果新木姜子 *Neolitsea polycarpa*	T	93	48	48
多花含笑 *Michelia floribunda*	T	6	0	6
多花山矾 *Symplocos ramosissima*	S	478	110	157
高盆樱桃 *Prunus cerasoides*	T	12	6	12
尖叶花椒 *Zanthoxylum oxyphyllum*	T	16	3	5
荷包山桂花 *Polygala arillata*	S	1	0	1
红河冬青 *Ilex manneiensis*	T	11	1	4
红花木莲 *Manglietia insignis*	T	103	14	31
黄丹木姜子	T	98	22	16

Litsea elongata				
黄心树 *Machilus gamblei*	T	254	66	89
尖叶桂樱 *Prunus undulata*	T	57	37	44
坚木山矾 *Symplocos dryophila*	T	5	1	1
景东冬青 *Ilex gintungensis*	T	2	0	0
景东柃 *Eurya jintungensis*	T	18	1	4
柳叶润楠 *Machilus salicina*	T	4	0	0
蒙自连蕊茶 *Camellia forrestii*	S	84	19	18
木果柯 *Lithocarpus xylocarpus*	T	15	6	5
木帚栒子 *Cotoneaster dielsianus* var. *dielsianus*	S	1	0	1
南亚枇杷 *Eriobotrya bengalensis*	T	187	45	48
南洋木荷 *Schima noronhae*	T	115	2	61
乔木茵芋 *Skimmia arborescens*	T	7	0	1
瑞丽鹅掌柴 *Heptapleurum shweliense*	T	41	4	16
三股筋香 *Lindera thomsonii*	T	8	3	0
山矾 *Symplocos sumuntia*	T	1	0	0
山鸡椒 *Litsea cubeba*	T	36	12	32
山青木 *Meliosma kirkii*	T	40	19	19
珊瑚冬青 *Ilex corallina*	T	105	24	33
水红木 *Viburnum cylindricum*	T	126	4	107
四川冬青 *Ilex szechwanensis*	T	20	3	7
宿鳞稠李 *Prunus perulata*	T	33	22	16

桃叶珊瑚 *Aucuba chinensis*	S	17	2	7
团花新木姜子 *Neolitsea homilantha*	T	3	1	0
瓦山安息香 *Styrax perkinsiae*	T	116	43	45
文山鹅掌柴 *Heptapleurum fengii*	T	1	0	0
无量山小檗 *Berberis wuliangshanensis*	S	11	2	4
西藏鼠李 *Rhamnus xizangensis*	S	2	1	1
鸭公树 *Neolitsea chui*	T	32	20	10
硬壳柯 *Lithocarpus hancei*	T	117	57	64
吴茱萸五加 *Gamblea ciliata* var. *evodiifolia*	T	12	12	7
斜基叶柃 *Eurya obliquifolia*	S	13	1	3
云南樱桃 *Prunus yunnanensis*	T	7	7	5
云南越橘 *Vaccinium duclouxii*	T	4	0	2
藏南槭 *Acer campbellii*	T	12	10	3
针齿铁仔 *Myrsine semiserrata*	T	35	4	12
珍珠花 *Lyonia ovalifolia*	T	1	0	0
折柄茶 *Stewartia pteropetiolata*	T	84	4	34
朱砂根 *Ardisia crenata*	S	197	111	91
紫药女贞 *Ligustrum delavayanum*	S	13	2	4

注：**S**. 灌木树种；**T**. 乔木树种。

Note: **S**. Shrub species; **T**. Tree species.